Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Heterotrophie von Holz und Rinde bei *Tilia* sp. und *Aesculus Hippocastanum*

von

Rudolf Karzel.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Universität in Wien.

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 12. Juli 1906.)

Einleitung.

Es kann als bekannt vorausgesetzt werden, daß an seitlichen schiefwachsenden Zweigen von Laub- und Nadelhölzern das einseitig geförderte Dickenwachstum von Holz und Rinde gesetzmäßig verteilt ist, eine Erscheinung, die Wiesner als Heterotrophie[1] bezeichnet hat. Die Untersuchungen dieses Forschers haben gelehrt,[2] daß bei Coniferen ausschließlich Hypotrophie des Stammholzes vorkommt, bei dikotylen Laubhölzern dagegen der epitrophen Entwicklung eine Hypotrophie folgt. Ferner haben die Beobachtungen Wiesner's[3] ergeben, daß diese Verhältnisse nicht allein angeboren, sondern auch durch äußere Ursachen bedingt sein können. Wiesner begnügte sich mit der Feststellung dieser Tatsachen, ohne eine kausale Erklärung zu

---

[1] Wiesner, Biologie, 1889, p. 29.

[2] Wiesner, Untersuchungen über den Einfluß der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane. I. Abhandlung: Die Anisomorphie der Pflanze. Diese Sitzungsberichte, Bd. CI, Abt. I, Juli 1892.

[3] Wiesner, Über Trophien nebst Bemerkungen über Anisophyllie. Ber. der Deutschen botan. Gesellschaft, Bd. XIII (1895), Heft 10.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

versuchen. Es ist indessen eine vollkommen befriedigende kausal-mechanische Erklärung überhaupt noch von keiner Seite gegeben worden.

Eine vollständige Zusammenstellung der Literatur über die Trophien findet sich in einer Arbeit von Ursprung,[1] welche erst im vorigen Jahre erschienen ist. Es wäre vollständig überflüssig, diese Aufzählung hier zu wiederholen, und ich kann nur auf sie verweisen.

Herr Hofrat Wiesner hat mir die Aufgabe übertragen, die Resultate eines von ihm in der erwähnten Richtung vor 10 Jahren eingeleiteten Versuches festzustellen, und hat mir außerdem noch ein anderes, ähnliches Versuchsobjekt von Herrn Dr. Figdor zur Untersuchung erbeten. Ich will gleich an dieser Stelle Herrn Hofrat Wiesner dafür meinen Dank aussprechen.

Versuch mit *Tilia* sp.

Auf Veranlassung des Herrn Hofrates Prof. Wiesner wurde von Prof. Cieslar am 26. Mai 1896 im Versuchsgarten der forstlichen Versuchsanstalt in Mariabrunn bei Wien nachfolgender Versuch mit *Tilia* sp. eingeleitet. Es

---

[1] Ursprung, Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachstum an Stämmen und Ästen. Beihefte zum Botan. Zentralblatt, 1905, Bd. XIX, 1. Abt., Heft 2. Ursprung versucht in dieser und in zwei folgenden Arbeiten aus dem Jahre 1906 eine teleologische Erklärung der Trophien zu geben. Da in seinen Arbeiten die Frage, ob die Trophien paratonisch oder spontan seien, nicht berührt wird, so brauche ich hier auf sie nicht einzugehen. Es ist nur bedauerlich, daß Ursprung für die verschiedenen Formen des exzentrischen Dickenwachstums die seinerzeit von Schimper (Amtlicher Bericht über die 31. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Göttingen im September 1854, Göttingen 1860, p. 7) eingeführten Ausdrücke Epi- und Hyponastie verwendet, welche längst für andere Formen des Wachstums vergeben sind. Deswegen benütze ich die von Wiesner (Biologie, 1889, p. 29) vorgeschlagenen und ziemlich allgemein (vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie; Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie) angenommenen Termini: Epi- und Hypotrophie, welche er in Anlehnung an den in der Medizin gebrauchten Namen Hypertrophie geschaffen hat. Diese Namen sind um so weniger bedenklich, als sie ja nicht die Ernährung als primäre Ursache der Heterotrophie bezeichnen sollen.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

wurde damals das noch junge (dreijährige) Bäumchen in einer Höhe von 115 *cm* nach Osten beiläufig horizontal abgebogen. Die Länge des abgebogenen Teiles betrug 55 *cm*; dazu gehörte der ganze Langtrieb aus dem Jahre 1895 und der eben erwachsene Höhentrieb aus dem Jahre 1896 in einer Länge von 17 *cm*. Das Bäumchen wurde in der abgebogenen Lage an einem Holzgestell befestigt und während der ganzen Versuchsdauer in dieser Stellung erhalten. Im Dezember 1905 wurde die Versuchspflanze abgeschnitten. Der Versuch dauerte somit zehn Vegetationsperioden. Die Gesamtlänge des mir zur Untersuchung übergebenen 13jährigen Bäumchens betrug zirka 3 *m*.

Die Linde ist nicht nur durch Heterotrophie des Holzes ausgezeichnet, sondern auch durch Epitrophie der Rinde. Wiesner[1] hat zuerst diese Tatsache für die Linde und alle anderen Tiliaceen, die er untersuchen konnte, konstatiert. Er fand, daß sie gleichzeitig auftritt mit der Epitrophie des Holzes; in der Regel entsprach starker Epitrophie des Holzes auch starke Epitrophie der Rinde. Lämmermayr[2] verfolgte diese Erscheinung weiter. »Während.... die Exzentrizität des Holzkörpers«, heißt es in seiner Abhandlung auf p. 24 der Sep. A., »mit dem Alter des Sprosses zunimmt, erreicht die Exzentrizität der Rinde schon in einem sehr frühen Altersstadium ihr Maximum und nimmt dann sogar ab, allerdings ohne völlig zu verschwinden«. Wiesner[3] stellte ferner für die Linde Endotrophie fest, welche oft mit Epitrophie kombiniert auftritt und besonders an Zweigen zweiter Ordnung zu sehen ist.

Bevor ich nun die Resultate meiner Untersuchungen wiedergebe, möchte ich noch auf einen Einwand aufmerksam machen, den man gegen die Versuchsanstellung bei der Linde

[1] Wiesner, Über Epitrophie der Rinde und des Holzes bei den Tiliaceen und Anonaceen. Ber. der Deutschen botan. Gesellschaft, 1894. Generalversammlungsheft, p. 93 bis 96.

[2] Lämmermayr, Beiträge zur Kenntnis der Heterotrophie von Holz und Rinde. Diese Sitzungsberichte, Bd. CX, Abt. I, Februar 1901.

[3] Wiesner, Über das ungleichseitige Dickenwachstum des Holzkörpers infolge der Lage. Ber. der Deutschen botan. Gesellschaft, Bd. X (1892), Heft 10, p. 607 ff.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

machen könnte. Beim Abbiegen des Stammes bringt man nämlich nicht nur den abgebogenen Teil in die horizontale Lage, sondern man ruft an der Umbiegungsstelle Druck- und Zugverhältnisse hervor, deren Wirkung im vorhinein nicht zu ermessen ist. Man kann nicht ohneweiters sagen, wie viel in dem Resultate des Versuches auf Rechnung der veränderten Lage des Stammes zu setzen und wie viel dem Druck und Zug zuzuschreiben ist. An der Umbiegungsstelle sind Druck und Zug offenbar am größten und nehmen nach beiden Seiten ab. Wie weit diese Zone reicht, ist nicht leicht anzugeben. Es ist aber auch unmöglich, diese Schwierigkeit im Experimente ganz auszuschalten. Deshalb muß man sie auch bei der Beurteilung des Resultates berücksichtigen. Vielleicht ist eine Bemerkung Robert Hartig's im stande, wenigstens zum Teil den angeführten Einwand zu entkräften. Er sagt nämlich:[1] »Die ersten Versuche, durch Umbiegen von Fichtengipfeln oder älteren Fichtenpflanzen Rotholzbildung auf der Oberseite an der konkaven Beugungsstelle hervorzurufen, hatten ein negatives Resultat. Offenbar wirkt der durch die Biegung erzeugte Längsdruck nur kurze Zeit als Reiz und schon nach wenigen Zellteilungen im Cambium ist von einem Längsdruckreiz nicht mehr die Rede.«

Zur Untersuchung wurde der Stamm in mehrere Stücke zersägt. Ihre Länge betrug, beim ältesten Teile angefangen: 74·6, 16·1, 8·6, 7·7, 14·4, 12·2, 9·2, 9·6, 62, 80 *cm*. Die Querschnitte bezeichne ich, vom untersten angefangen, mit den Zahlen 1 bis 11. Die Schnitte 3, 4, 5 liegen an der Umbiegungsstelle. Erwähnt sei noch, daß die Messung der Rinde und der einzelnen Jahresringe mikroskopisch durchgeführt wurde.

Die Rinde.

Die Rinde zeigt am ganzen Stamme deutliche Epitrophie. Das ersieht man aus folgender Tabelle, welche die Maßzahlen der Rinde auf der Ober- und Unterseite in Millimetern enthält und ihr Verhältnis zueinander, wobei die Maßzahl der Unterseite gleich 1 gesetzt wird. Es wird hier und später die konvexe

[1] Robert Hartig, Holzuntersuchungen, 1901, p. 76.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Seite des Stammes als Ober-, die konkave als Unterseite bezeichnet.

Tabelle 1.

Querschnitt	Stärke der Rinde in Millimeter		Verhältnis der Rindenstärke oben : unten (unten = 1)
	oben	unten	
11	0·98	0·77	1·27
10	1·4	1·05	1·33
9	2·3	0·8	2·87
8	2·3	1·0	2·30
7	2·8	1·1	2·55
6	3·5	1·1	3·18
5	4·3	1·3	3·30
4	4·6	1·9	2·42
3	3·6	1·6	2·25
2	3·0	2·6	1·15
1	4·3	3·4	1·26

Die Epitrophie kommt hier bei der Rinde dadurch zu stande, daß auf der Oberseite die Zahl der Bast- und Phloëmschichten und der Grundgewebsanteile vermehrt erscheint, was auch Lämmermayr[1] bei den von ihm untersuchten Linden gefunden hat. Auf dem Querschnitt 7 zählte ich z. B. auf der Oberseite 31, auf der Unterseite 20 Bastschichten. Öfters scheinen aber auch die einzelnen Bastplatten auf der Oberseite dicker zu sein wie auf der Unterseite. Lämmermayr berichtet ferner,[2] daß das primäre Hautgewebe auf der Oberseite früher ersetzt wird als auf der Unterseite. Ich konnte bei der Versuchspflanze nur sehen, daß das Periderm der Unterseite noch glatt, während das der Oberseite rauh, rissig,

[1] Lämmermayr, l. c., p. 24.
[2] Lämmermayr, l. c., p. 29.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

schuppig ist. Ob dieses Verhalten auf das intensivere Wachstum zurückzuführen ist oder darauf, daß der Stamm nach Osten abgebogen, mithin seine Oberseite dem Wind und Regen vom Westen her exponiert war, läßt sich schwer entscheiden. Schon früher wurde eine Stelle aus der Arbeit Lämmermayr's zitiert, in der es heißt, daß der Grad der Heterotrophie der Rinde bis zu einem gewissen Alter zunehme, dann geringer werde, ohne ganz aufzuhören. Dasselbe kann man auch bei der vorliegenden Linde konstatieren. In den mittleren Partien des Stammes (Querschnitt 6 und 5) ist die Exzentrizität am stärksten und nimmt gegen beide Enden zu ab (vgl. auch Fig. 1 der Tafel). Sie geht von den jüngsten Stammteilen gegen die Mitte ungefähr parallel mit der Heterotrophie des Holzes; das Ansteigen der Epitrophie der Rinde erfolgt aber allmählicher, sie sinkt dann auch nicht so jäh wie die Exzentrizität des Holzes. Gegen das untere Ende nehmen beide wieder zu. An der Stelle, wo das Holz hypotroph wird, wird die Epitrophie der Rinde auch etwas schwächer, doch scheint der Druck und Zug in diesem Teile des Stammes bei ihr weniger wirksam gewesen zu sein als beim Holze.

Als Resultat der Untersuchungen der Rinde kann man folgendes sagen: Während bei einem vertikal gewachsenen Lindenstamme, bei allseits gleichen Wachstumsbedingungen, die Rinde überall gleichmäßig ausgebildet ist, sind wir im stande, experimentell — in diesem Falle durch Abbiegen des Stammes — Heterotrophie der Rinde, und zwar Epitrophie, an dem Hauptstamme hervorzurufen. An dem abgebogenen Teile tritt die Epitrophie offenbar unter dem Einfluß der Lage zum Horizonte auf. Diese muß aber auch irgend einen Reiz auf den vertikal stehen gebliebenen Teil des Stammes auszuüben im stande sein, so daß auch dort eine Förderung des Wachstums der Rinde im selben Sinne erfolgt.

Von den Ästen werde ich später sprechen.

Das Holz.

Die Tabelle 2 enthält die Dimensionen der einzelnen Jahresringe auf der Ober- und Unterseite in Millimetern (o = Oberseite, u = Unterseite).

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tabelle 2.

Jahresringe, von außen an gezählt		Querschnitte durch den Stamm										
		11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1
1	o	0·46	0·77	1·05	0·70	1·23	1·75	2·45	1·23	1·93	1·75	3·5
	u	0·53	1·05	1·05	1·40	0·53	0·53	0·53	4·73	2·98	1·75	1·4
2	o	0·88	0·53	0·53	0·53	0·88	1·40	1·93	1·05	1·58	1·75	2·98
	u	0·35	0·63	0·53	0·70	0·70	0·35	0·70	2·80	1·23	1·23	1·58
3	o	.	1·05	0·88	0·88	1·05	1 93	2·98	1·23	1·93	1·75	3·50
	u	.	0·70	0·56	0·42	0·35	0·28	0·35	1·23	0·53	1·58	0·53
4	o	.	1·05	1·26	1·40	2·28	2·28	2·28	1·05	1·33	1·23	1·05
	u	.	0·53	0·28	0·25	0·53	0·25	0·18	0·52	0·28	0·18	0·18
5	o	.	0·53	0·53	0·35	1·23	1·40	1·23	0·63	0·88	1·40	1·05
	u	.	0·35	0·28	0·21	0·70	0·25	0·18	0·88	0·53	0·35	0·35
6	o	.	0·42	0·70	0·70	1·40	1·75	1·58	0·70	0·63	0·35	1·05
	u	.	0·28	0·42	0·35	0·28	0·35	0·18	0·88	0·70	0·18	0·53
7	o	.	.	0·70	0·70	0·60	0·70	2·28	1·23	1·40	1·93	2·10
	u	.	.	0·46	0·53	0·18	0 35	0·18	0·70	0·53	0·35	0·70
8	o	.	.	1·05	1·05	1·05	1·05	3·68	1·58	1·58	2·10	1·40
	u	.	.	0·53	0·35	0·53	0·18	0·35	1·05	1·05	0·35	0·70
9	o	.	.	1·23	1·23	1·05	0·70	1·23	0·94	1·40	1·40	1·05
	u	.	.	0·88	0·42	0·53	0·53	0·35	0·88	0 88	0·53	1·05
10	o	.	.	.	0·42	0·70	1·05	0·88	2·10	1·58	1·58	1·40
	u	.	.	.	0·42	0·53	0·53	0·70	1·58	0·88	0·53	1·05
11	o	.	.	.	.	.	0·88	3·15	1·40	2·10	2·10	1·40
	u	.	.	.	.	.	0·70	1·05	1·58	2·10	2·45	1·40
12	o	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0·70	2·10
	u	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0·70	2·10
13	o	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0·70
	u	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0·53

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tabelle 3.

Verhältnis der Jahresringbreiten auf der Oberseite zu denen auf der Unterseite (Maßzahl der Unterseite = 1).

Jahresringe	Querschnitte										
	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1
1	0·87	0·73	1	0·5	2·32	3·3	4·62	0·26	0·65	1	2·5
2	2·5	0·83	1	0·75	1·26	4	2·76	0·38	1·28	1·43	1·89
3	.	1·5	1·56	2·10	3	6·88	8·5	1	3·67	1·11	6·67
4	.	2	4·5	5·60	4·30	9·12	12·67	2·01	4·75	6·83	5·83
5	.	1·5	1·88	1·67	1·75	5·6	6·83	0·72	1·66	4	3
6	.	1·5	1·67	2	5	5	8·78	0·80	0·9	1·94	2
7	.	.	1·52	1·33	3·33	2	12·67	1·76	2·64	5·51	3
8	.	.	2	3	2	6	10·5	1·50	1·5	6	2
9	.	.	1·4	2·92	2	1·32	3·51	1·07	1·59	2·64	1
10	.	.	.	1	1·32	2	1·26	1·33	1·79	2·98	1·33
11	.	.	.	.	.	1·26	3	0·89	1	0·86	1
12	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1
13	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1·32

Tabelle 4.

Gesamtdurchmesser des Holzes auf der Ober- und Unterseite in Millimetern und das Verhältnis der Maßzahlen zueinander (dabei Maßzahl der Unterseite wieder = 1).

	Querschnitte										
	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1
o	1·34	4·35	7·93	7·96	11·47	14·89	24·67	13·14	16·34	18·04	23·28
u	0·88	3·54	4·99	5·05	4·86	4·30	4·75	16·83	11·69	10·18	12·10
$\frac{o}{u}$	1·52	1·23	1·59	1·58	2·36	3·46	5·19	0·78	1·39	1·77	1·92

Anmerkung: Querschnitt 5 hat eine Symmetrale, welche gegen eine Vertikale um zirka 30° geneigt ist. Dieser Richtung entspricht auch die Ausbildung der Heterotrophie von Holz und Rinde, weswegen längs dieser Linie alle Messungen durchgeführt wurden.

Die Tabellen zeigen, daß die Verhältnisse beim Holze nicht so einfach sind wie bei der Rinde. Die Ringe 11, 12, 13, welche

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

gebildet wurden, solange der Baum noch aufrecht wuchs, zeigen im großen und ganzen einen konzentrischen Bau. Wenn auch hie und da Exzentrizität auftritt, so kann man doch nicht sagen, daß eine Seite besonders gefördert ist. Es ist wichtig, festzustellen, daß das einseitig geförderte Dickenwachstum erst im Experiment auftrat.

Interessant sind die Resultate, die man aus den Messungen der übrigen Jahresringe 1 bis 10, welche im Experiment gewachsen sind, ableiten kann. Tabelle 4[1] zeigt zunächst, daß alle Querschnitte epitroph sind, ausgenommen den Querschnitt 4. Dieser Querschnitt stammt so ziemlich aus der Stelle der stärksten Krümmung. Die einzelnen Jahresringe zeigen einen Unterschied in Bezug auf das Dickenwachstum auf der Oberseite gegenüber der Unterseite. Auf der Oberseite nehmen die Jahresringe von der Spitze bis zum Querschnitt 5 an Dicke zu, werden dann plötzlich bis zum nächsten Querschnitt 4 bedeutend schmäler, um sich dann von hier aus wieder gegen das untere Ende zu verdicken. Anders ist es auf der Unterseite: die Ringe werden von der Spitze bis zum Querschnitt 4 immer breiter; aber das Anwachsen geht ungleichmäßig vor sich, nämlich bis zum Querschnitt 5 allmählich und von 5 bis 4 ganz enorm; vom Querschnitt 4 schwinden sie dann allmählich gegen das untere Ende. Was man an den einzelnen Jahresringen beobachten kann (Tabelle 2), zeigen auch die Durchmesser des ganzen Holzes auf der Ober- und Unterseite. Das Verhältnis der Jahresringbreiten auf der Ober- und Unterseite entspricht dem vorher besprochenen Wachstum der Ringe. Die Jahresringe 3 bis 10 sind von der Spitze bis zum Querschnitt 5 durchwegs epitroph. Das Wachstum ist hier auf der Oberseite stärker als auf der Unterseite; der größte Unterschied zeigt sich auf dem Querschnitt 5, dementsprechend findet sich hier die stärkste Epitrophie. Etwas anders verhalten sich in dieser Partie des Stammes die Ringe 1 und 2. An den Querschnitten 7, 6, 5 zeigen sie noch deutlich Epitrophie, während auf den Querschnitten 11 bis 8 fünfmal Hypotrophie auftritt und nur einmal Epitrophie und zweimal Isotrophie. Man sieht hier schon

[1] Siehe Fig. 2 der Tafel.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

deutlich die Tendenz des Sprosses, hypotroph zu werden. Diese Tatsache stimmt mit den Beobachtungen Wiesner's[1] überein, welcher zeigte, daß bei Laubbäumen mit schwacher oder nicht nachweisbarer Anisophyllie die Epitrophie schiefwachsender Äste später von einer oft starken Hypotrophie abgelöst wird. Der Querschnitt 4 zeigt, als ganzer betrachtet, Hypotrophie. Es wurde früher erwähnt, daß die Jahresringe der Oberseite vom Querschnitt 5 gegen den Schnitt 4 an Dicke plötzlich abnehmen, die Ringe auf der Unterseite sich dagegen an derselben Stelle sehr verdicken. Das hat zur Folge, daß dort die Epitrophie der einzelnen Ringe schwächer wird oder sogar in Hypotrophie übergeht (Tabelle 3). Vom Querschnitt 4 angefangen nehmen die Ringe der Oberseite gegen das untere Ende wieder an Stärke zu, die der Unterseite dagegen ab. So zeigt schon der Querschnitt 3 deutliche Epitrophie (siehe Tabelle 4), indem nur zwei Ringe hypotroph sind, und gegen das untere Ende wird die Epitrophie noch stärker.

Lämmermayr behauptet,[2] daß die Epitrophie bei den Tiliaceen mit dem Alter zunehme. Bei der untersuchten Linde läßt sich dasselbe nicht konstatieren, die Stärke der Ringe auf einem Stammquerschnitt wechselt scheinbar regellos. Dagegen fand ich auch wie Lämmermayr[3] auf der geförderten Seite nicht nur die Menge der Zellen, sondern auch ihr Lumen vergrößert.

Es hat also die Untersuchung gelehrt, daß im Experiment an einem sonst isotrophen Lindenstamm, den man abbiegt, unter dem Einfluß der Lage zum Horizont Epitrophie des Holzes auftritt, welche später in Hypotrophie übergeht. Offenbar unter dem Einfluß des abgebogenen Teiles tritt dann Heterotrophie des Holzes auch an dem vertikal stehenden Stammstück auf, wie wir es auch bei der Rinde gesehen haben. Es handelt sich in beiden Fällen wahrscheinlich um einen Reizvorgang, dessen genaue Analyse vorläufig unmöglich ist.

---

[1] Wiesner, Untersuchungen über den Einfluß der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane. I. Die Anisomorphie der Pflanze. Diese Sitzungsberichte, Bd. CI, Abt. I (1892).

[2] Lämmermayr, l. c., p. 24.

[3] Lämmermayr, l. c., p. 4.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

In etwas geringerem Grade zeigte sich eine Fortpflanzung der Heterotrophie des Holzes vom abgebogenen auf den vertikalen Teil des Stammes in einem Experiment, das Wiesner[1] mit einer Fichte anstellte. Die Hypotrophie hörte bald unter der Krümmungsstelle auf. Soviel ich aus einer Abbildung in einer Arbeit Ursprung's[2] ersehe, ist diese Erscheinung auch an einer Fichte aufgetreten, die Robert Hartig in einer Schleife zu wachsen zwang.

An der Umbiegungsstelle des Lindenstammes herrscht auf der Oberseite Zug, auf der Unterseite Druck. Als Resultat der Wirkung beider Kräfte tritt Hypotrophie auf. Beide Kräfte sind offenbar im Querschnitt 4 am stärksten und nehmen gegen die Schnitte 5 und 3 ab, wo sie auch wahrscheinlich ganz aufhören. Denn von diesen Schnitten angefangen wird das anatomische Bild nach beiden Seiten hin ein anderes.

Die Äste.

Die Äste zeigen meistens deutliche Epitrophie des Holzes und der Rinde. Das stärkere Wachstum auf der Oberseite ist meist schon mit freiem Auge erkennbar. Die Symmetrale der mehr oder weniger elliptischen Querschnitte ist meistens nicht vertikal, sondern schief und schließt mit der Vertikalen oft einen großen Winkel ein.

Es seien nur einige Beispiele angeführt.

Vom Stammstück 6 (zwischen den Querschnitten 6 und 7) entspringt ein in der Nähe der Basis etwa 12 *mm* starker Ast auf der Unterseite und wächst, mit Ausnahme einer schwachen Krümmung an der Basis, ziemlich horizontal. 30 *cm* von der Basis zeigt sich deutliche Epitrophie der Rinde und des Holzes. Die Symmetrale geht hier von rechts oben nach links unten und ist gegen die Vertikale um zirka 45° geneigt. An dieser Stelle wurden bei der Messung folgende Resultate erhalten.

---

[1] Wiesner, Experimenteller Nachweis paratonischer Trophien beim Dickenwachstum des Holzes der Fichte. Ber. der Deutschen botan. Gesellschaft, 1896, Bd. XIV, Heft 5.

[2] Ursprung, Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachstum an Stämmen und Ästen. Beihefte zum Botan. Zentralblatt, 1905, Bd. XIX, I. Abt., Heft 2.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tabelle 5.

Maßzahlen der Rinde und der einzelnen Jahresringe in Millimetern und das Verhältnis der Maßzahlen von der Ober- und Unterseite zueinander (Unterseite = 1).

Querschnitte	Jahresringe, von außen gezählt								Rinde
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Oben	0·35	0·42	0·7	0·81	0·21	1·3	1·23	0·88	1·86
Unten	0·175	0·175	0·28	0·14			0·21	0·88	0·7
Oben / unten	2	2·4	2·5	16·5			5·83	1	2·65

Der älteste Jahresring ist noch isotroph, dann kommt gleich auffallende Epitrophie, die in einzelnen Jahren so stark war, daß auf der Unterseite überhaupt kein Holz gebildet wurde. Die Klammer bei den Ringen 4, 5, 6 soll besagen, daß sie zusammenfließen und man unten nur einen Jahresring findet. Bei den jüngeren Ringen 3, 2, 1 wird die Epitrophie wieder schwächer. Die Rinde zeigt sehr starke Epitrophie.

Stammstück 9 (zwischen den Querschnitten 9 und 10) trägt ungefähr in der Mitte an der rechten Seite einen Ast, welcher fast horizontal nach außen wuchs. 10 *cm* von der Basis zeigte sich deutliche Epitrophie von Holz und Rinde. Die Symmetrale des Querschnittes ist um zirka 40° gegen die Vertikale, gleichzeitig nach Innen, d. h. gegen den Hauptstamm geneigt, so daß wir hier ein Beispiel von Epitrophie kombiniert mit Endotrophie haben, eine Erscheinung, die, wie oben erwähnt, Wiesner zuerst für *Tilia* auffand (vgl. die Fig. 2 in Wiesner's Abhandlung: »Über das ungleichseitige Dickenwachstum des Holzkörpers infolge der Lage. Ber. der Deutschen botan. Gesellsch. Bd. X [1892], Heft 10, p. 607 ff.)

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tabelle 6.

Dicke der einzelnen Jahresringe und der Rinde auf der Ober- und Unterseite in Millimetern, 10 *cm* von der Basis.

Querschnitte	Rinde	Jahresringe, von außen gezählt				
		1	2	3	4	5
Oben	1·58	0·81	0·77	0·63	1·05	0·53
Unten.....	1·12	0·42	0·49	0·46	0·63	0·42
Oben / unten	1·41	1·92	1·57	1·46	1·66	1·25

Den Zahlen brauchen nach dem oben Gesagten keine Erläuterungen mehr hinzugefügt zu werden.

Endlich sei noch ein Ast hier angeführt, weil er Hypotrophie nicht nur des Holzes, sondern auch der Rinde zeigt. An dem vertikalen Teile des Stammes befindet sich das basale Ende des Astes, welcher knapp an der Basis abgeschnitten worden war. Den Ast selbst habe ich nicht erhalten. Der Schnitt selbst ist zu nahe am Stamme ausgeführt worden, als daß man etwas Sicheres darüber sagen könnte, unter welchen Verhältnissen Holz und Rinde hier hypotroph wurden.

Tabelle 7.

Maßzahlen der Rinde und der Jahresringe auf diesem Aststumpf.

Querschnitte	Rinde	Jahresringe, von außen gezählt			
		1	2	3	4
Oben	1·7	1·03	1·1	1·7	0·6
Unten	2·7	1·2	2·3	3·7	0·8
Oben / unten	0·63	1·08	0·48	0·46	0·75

Versuch mit *Aesculus Hippocastanum.*

Vor einigen Jahren hat Herr Privatdozent Dr. Figdor in der biologischen Versuchsanstalt in Wien Experimente zum Studium der Anisophyllie und Heterotrophie bei verschiedenen

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Bäumen, darunter auch bei der Roßkastanie, eingeleitet. Da Herr Hofrat Wiesner diesen Versuchen lebhaftes Interesse entgegenbrachte, so hat mir Herr Dr. Figdor, obwohl er aus verschiedenen Gründen die Experimente noch nicht abgeschlossen hat, doch ein Exemplar der Roßkastanien zur Untersuchung überlassen und behält sich vor, später selbst ausführlich über diese Versuche zu berichten. Ich danke Herrn Dr. Figdor auch hier für diese große Liebenswürdigkeit.

Um die Druck- und Zugwirkungen, die bei der Versuchsanstellung mit der Linde in Betracht kommen, wenigstens zum Teile zu eliminieren, wurden die Bäumchen zu Beginn des Versuches schief eingepflanzt, so daß sie gegen den Horizont um 45° geneigt waren.

Nach den Mitteilungen des Herrn Dr. Figdor begann der Versuch in der ersten Hälfte des März im Jahre 1903 vor dem Austreiben der Bäumchen. Das von mir untersuchte Exemplar wurde Anfang Mai 1906 abgeschnitten, war also drei ganze Vegetationsperioden im Experiment und einen Teil der Vegetationsperiode des laufenden Jahres. Der Baum hatte in diesem Jahre bereits einen Sproß von 30 *cm* gebildet. Die Langtriebe der drei vorigen Jahre hatten Längen von 5·5, 22, 24 *cm*. Der Stamm wurde ungefähr 1 *dm* über dem Boden abgesägt und in mehrere Stücke zerschnitten, welche von unten angefangen folgende Längen hatten: 16, 19, 21, 18, 21, 30, 17, 14, 34 *cm*. Die Gesamtlänge des Stammes betrug demnach zirka 190 *cm*. Die Querschnitte werden im folgenden mit den Zahlen 1 bis 9, vom untersten angefangen, bezeichnet.

Wie bei den Tiliaceen tritt auch bei *Aesculus* nicht nur Heterotrophie des Holzes, sondern auch der Rinde auf. Es gehört die Roßkastanie zu den Bäumen mit stark ausgeprägter Anisophyllie, von denen Wiesner[1] als allgemeine Regel festgestellt hat, daß sie zunächst hypo-, dann epi- und endlich wieder hypotroph werden. Wiesner[2] hat auch zuerst, und

[1] Wiesner, Untersuchungen über den Einfluß der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane. Diese Sitzungsberichte, Bd. CI, Abt. I (1892).

[2] Wiesner, Beobachtungen über den Einfluß der Erdschwere auf Größen- und Formverhältnisse der Blätter. Diese Sitzungsberichte, Bd. LVIII, Abt. I (1868).

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

zwar bereits im Jahre 1868, für *Aesculus Hippocastanum* die Epitrophie der Rinde entdeckt.

Die Rinde.

Wie die Tabelle 8 zeigt, ist die Rinde mehr oder weniger epitroph (siehe auch Fig. 4 der Tafel).

Tabelle 8.

Stärke der Rinde in Millimetern und das Verhältnis der Ober- zur Unterseite.

	Querschnitte[1]								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Oben	1·58	1·58	1·30	—	1·23	1·23	—	—	—
Unten	1·33	1·51	1·16	—	0·98	0·98	—	—	—
Oben : unten..	1·18	1·05	1·12	—	1·25	1·25	—	—	—

Das Experiment lehrt also, daß wir im stande sind, an einem Hauptstamm der Roßkastanie Epitrophie der Rinde hervorzurufen, indem wir ihn aus der gewöhnlichen orthotropen Stellung in eine schiefe Lage zum Horizont bringen.

Das Holz.

Tabelle 9.

Gesamtdurchmesser des Holzes auf der Ober- und Unterseite in Millimetern und ihr Verhältnis zueinander.[2]

	Querschnitte								
	9	8	7	6	5	4	3	2	1
Oben	2·56	3·82	5·22	6·06	8·51	9·87	10·995	12·74	16·91
Unten	1·45	2·98	1·92	4·66	6·60	7·53	8·995	10·61	12·6
Oben : unten.	1·76	1·28	2·72	1·3	1·29	1·31	1·23	1·2	1·34

[1] An den mit — bezeichneten Stellen konnte die Stärke der Rinde nicht genau gemessen werden, da sich dieselbe beim Schneiden spaltete.

[2] Vgl. Fig. 3 der Tafel.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tabelle 10.[1]

Breite der einzelnen Jahresringe oben und unten in Millimetern.

Querschnitte	Jahresringe von außen an gezählt									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
9 o	0·46	2·1	.	.	.	.	.	.	.	.
9 u	0·53	1·93	.	.	.	.	.	.	.	.
8 o	0·67	2·1	1·05	.	.	.	.	.	.	.
8 u	0·35	1·58	1·05	.	.	.	.	.	.	.
7 o	0·77	1·16	0·35	2·94	.	.	.	.	.	.
7 u	0·42	0·56	0·14	2·8	.	.	.	.	.	.
6 o	0·46	1·02	0·28	2·8	1·51	.	.	.	.	.
6 u	0·18	0·28		2·8	1·4	.	.	.	.	.
5 o	0·26	1·02	0·25	2·8	1·47	2·73	.	.	.	.
5 u	0·11	0·315		2·49	1·23	2·45	.	.	.	.
4 o	0·46	1·68	0·35	2·59	1·65	3·15	.	.	.	.
4 u	0·11	0·35		2·59	1·33	3·15	.	.	.	.
3 o	0·35	1·995	0·35	2·45	1·3	2·28	2·28	.	.	.
3 u	0·35			2·63	1·23	2·52	2·28	.	.	.
2 o	0·56	2·66	0·18	2·17	1·19	1·75	2·03	1·4	0·81	.
2 u	0·53			2·45	1·23	2·1	2·1	1·4	0·81	.
1 o	0·77	2·8	0·25	2·52	1·82	1·93	2·1	2·1	1·05	1·58
1 u	0·595			2·28	1·05	1·75	2·1	2·1	0·98	1·75

[1] Die Klammern bei einzelnen Jahresringen auf der Tabelle 10 und 11 sollen nur anzeigen, daß die betreffenden Jahresringe an den Flanken des Stammes zusammenfließen.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tabelle 11.

Verhältnis der Jahresringbreiten auf der Oberseite zu denen auf der Unterseite (Unterseite = 1).

Querschnitte	Jahresringe von außen an gezählt									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
9	0·88	1·09	.	.	.	.	.	.	.	.
8	1·9	1·33	1	.	.	.	.	.	.	.
7	1·83	2·06	2·5	1·05	.	.	.	.	.	.
6	2·6	4·63		1	1·08	.	.	.	.	.
5	2·33	4		1·13	1·2	1·11	.	.	.	.
4	4·33	7·25		1	1·24	1	.	.	.	.
3	7·7			0·93	1·08	0·9	1	.	.	.
2	6·47			0·89	0·97	0·83	0·97	1	1	.
1	6·41			1·11	1·73	1·1	1	1	1·07	0·9

Schon bei flüchtiger Betrachtung muß die kolossale Epitrophie in den Ringen 1 bis 3 auffallen im Vergleich zu den Ringen 4 bis 10, welche mehr oder weniger isotroph sind. Es ist also auch bei diesem *Aesculus*-Stamm die Epitrophie erst im Experiment aufgetreten. Sie ist hier oft so stark, daß einzelne Ringe an der Unterseite aussetzen, so daß man auf der Oberseite 2 bis 3 Ringe, auf der Unterseite nur 1 zählen kann. Die Jahresringe 2 und 3 sind an ihrem Beginn isotroph und erst in den älteren Partien werden sie epitroph. Der erste Jahresring ist zuerst hypotroph, zeigt dann aber gleich starke Epitrophie. Man durfte erwarten, daß der Stamm sich so verhalten werde, wie es Wiesner sonst bei den Bäumen mit auffallender Anisophyllie gefunden hat. Das erste Stadium der Hypotrophie ist hier durch Isotrophie ersetzt, auf welche Epitrophie folgt. Nach dem Verhalten des Ringes 1 auf dem Schnitte 9 zu schließen, wäre der Stamm dann hypotroph geworden. Die Epitrophie nimmt von der Spitze an Intensität bis zum Schnitte 3 zu, um dann gegen das untere Ende wieder zu sinken. Nach der oben angegebenen Versuchsdauer hätte man vier heterotrophe Jahres-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

ringe erwartet, statt dessen zeigten sich nur drei. Die genauere mikroskopische Prüfung einiger Querschnitte zeigte, daß auf der Oberseite des Stammes im Frühjahr des laufenden Jahres einige Frühholzzellen bereits gebildet worden waren, die beim Messen mit dem vorjährigen Ringe vereinigt worden waren. Auf der Unterseite dagegen schließt der Holzkörper mit Herbstholzzellen ab, es ist hier also im laufenden Jahre noch keine Holzbildung eingetreten. Ob es sich hier um eine Verzögerung der kambialen Tätigkeit auf der Unterseite handelt oder ob in diesem Jahre überhaupt kein Holz gebildet werden sollte, ist nicht zu entscheiden.

Die Äste.

Die Äste zeigen einige interessante Tatsachen.

Auf der Oberseite des Stammstückes 4 entspringt ungefähr 3 *cm* vom oberen Ende ein zirka 17 *cm* langer Ast, dessen Endknospe vertrocknet ist. Infolgedessen hatte er in diesem Jahre keinen Langtrieb gebildet. Durch die geneigte Lage der Hauptachse kam er in eine fast vertikale Stellung. Die Messung ergab folgende Zahlen.

Tabelle 12.

Maßzahlen der Jahresringe an der Außen- und Innenseite des Astes in Millimetern und ihr Verhältnis (Innenseite = 1).

		Jahresringe			
		1	2	3	4
Querschnitt 10·5 *cm* von der Basis	außen	0·63	1·82	.	.
	innen	0·35	1·58	.	.
	außen / innen	1·8	1·16	.	.
Schnitt 3·5 *cm* von der Basis	außen	0·35	2·1	0·53	0·7
	innen	0·32	2·28	0·35	0·42
	außen / innen	1·11	0·92	1·5	1·67

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Man sieht aus der Tabelle, daß alle Ringe mehr oder weniger exotroph sind. Diese Exotrophie ist offenbar unabhängig von äußeren Faktoren aufgetreten, trotzdem der Ast in eine vertikale Lage gebracht worden war. Das hier auf der Außenseite stärker auftretende Dickenwachstum des Holzes wäre in der gewöhnlichen Stellung des Astes auf die Unterseite gefallen. Der Ast wäre bei gewöhnlichem Wachstum, wenn also der Hauptstamm normal hätte wachsen dürfen, um zirka 45° gegen den Horizont geneigt gewesen.

Die Exotrophie zeigen noch zwei andere Äste sehr deutlich, welche das Stammstück 6, ungefähr 1 *dm* vom unteren Ende, rechts und links gegenüber trägt. Sie wachsen schief nach aufwärts, wobei sie mit dem Hauptstamm und mit der horizontalen Ebene Winkel von 45° einschließen.

Tabelle 13.

	Jahresringe		
	1	2	3
Rechter Zweig, 6 *cm* über der Basis geschnitten und gemessen			
Oben	0·32	1·02	0·63
Unten	0·28	0·98	0·63
Oben : unten	1·125	1·036	1
Rechts	0·28	0·95	0·63
Links	0·21	0·81	0·46
Rechts : links	1·33	1·17	1·38
Linker Zweig, 6 *cm* oberhalb der Basis geschnitten			
Oben	0·21	1·02	0·595
Unten	0·18	1·02	0·53
Oben : Unten	1·2	1	1·13
Rechts	0·14	0·63	0·39
Links	0·18	0·95	0·53
Rechts : links	0·8	0·67	0·73

Die angeführten Zahlen zeigen deutlich, wie bei beiden Ästen die Außenseite gefördert ist. Das Verhältnis der Ober-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

und Unterseite ist dasselbe wie beim Stamme, es zeigt sich nämlich schwache Epitrophie.

Zusammenfassung.

1. Die geschilderten Versuche mit *Tilia* sp. und *Aesculus Hippocastanum*, welche durch 10, beziehungsweise 3 Jahre 2 Monate währten, bestätigen die Anschauungen Wiesner's über das Zustandekommen der Trophien. Danach hat man paratonische und spontane Trophien zu unterscheiden. Die Experimente zeigen, daß auch an einem Hauptstamm dadurch, daß man denselben in eine geneigte Lage zum Horizont bringt, Heterotrophie des Holzes und der Rinde auftreten, mithin Heterotrophie durch äußere Einflüsse hervorgerufen werden kann.

2. Durch Abbiegen des oberen Stammteiles wird auch auf den vertikalen Teil des Stammes ein Wachstumsreiz ausgeübt, der eine Heterotrophie des Holzes und der Rinde veranlaßt.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Nachtrag.

Während des Druckes dieser Arbeit ist in Pringsheims Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik (Bd. XLIII, 2. Heft, August 1906, p. 271 bis 360) eine Arbeit von Hermann Bücher unter dem Titel: »Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion« erschienen, die deswegen hier noch erwähnt werden soll, weil sie sich zum Teile mit demselben Thema beschäftigt wie meine Arbeit und dabei dieselben Resultate liefert. In der Terminologie schließt sich der Verfasser Wiesner an und benützt die von diesem Forscher vorgeschlagenen Bezeichnungen für das exzentrische Dickenwachstum von Holz und Rinde. Was die Experimente Büchers betrifft, so konnte er z. B. bei *Pinus austriaca* und *Tilia parvifolia* durch Abbiegen von radiär gebauten, vertikalen Sprossen Heterotrophie hervorrufen, und zwar bei der Kiefer Hypotrophie des Holzes, bei der Linde Epitrophie von Holz und Rinde. Bücher nimmt die veränderte Lage zur Vertikalen als Ursache dieser Wachstumserscheinung an; die Fähigkeit auf äußere Reize in bestimmter Weise zu reagieren ist nach seiner Ansicht für jede Pflanze »spezifisch« und »erblich fixiert« (l. c. p. 303).

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafelerklärung.

Auf der Abszissenachse ist in jeder Figur die Länge des Stammes aufgetragen; die Zahlen bezeichnen den Ort der Querschnitte, welche gemessen wurden. Als Ordinaten sind die Maßzahlen vom Holz, beziehungsweise von der Rinde auf der Ober- und Unterseite des Stammes sowie das Verhältnis derselben (wobei die Maßzahl der Unterseite immer $= 1$ ist) eingezeichnet. Die Kurven, welche die Ordinatenpunkte verbinden, sind sinngemäß mit *o*, *u*, *v* bezeichnet. Die Dicke des Holzes und der Rinde ist im Vergleich zur Länge des Stammes in den Figuren übertrieben eingetragen.

Fig. 1. Darstellung der Rinde des untersuchten Lindenstammes (siehe Tabelle 1 auf p. 1351).

Fig. 2. Darstellung des Holzes von demselben Stamme (siehe Tabelle 4 auf p. 1354).

Fig. 3. Darstellung des im Experimente gewachsenen Holzes des untersuchten *Aesculus*-Stammes (siehe Tabelle 9 auf p. 1361).

Fig. 4. Rinde desselben Stammes (siehe Tabelle 8 auf p. 1361).

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

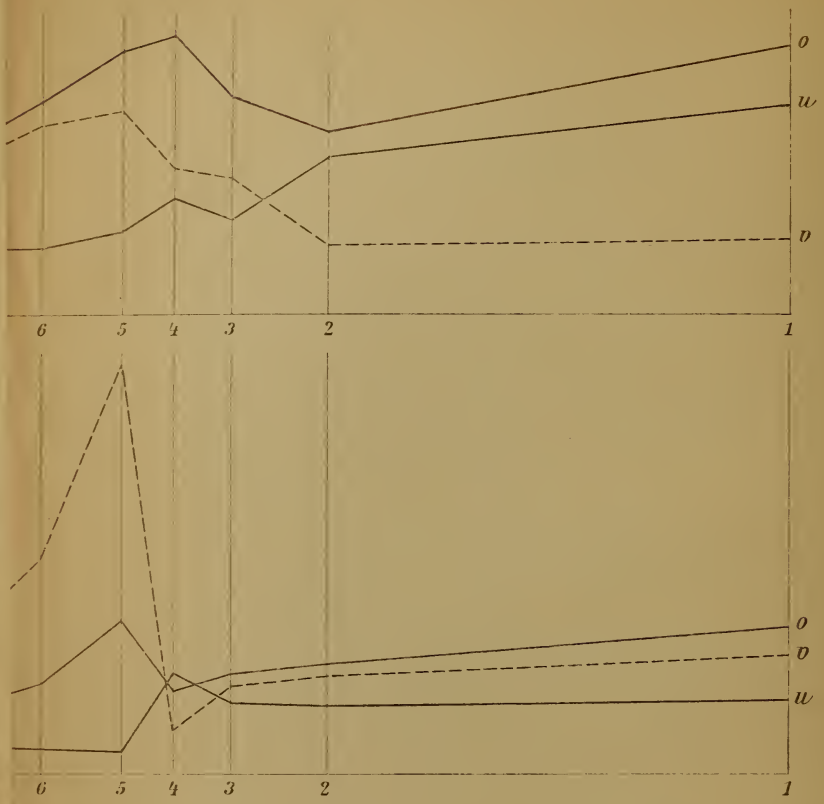
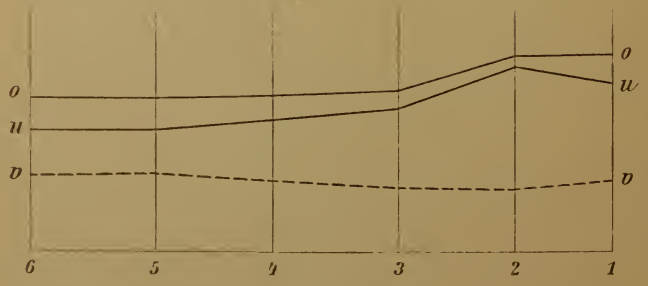


Fig. 4.



Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Fig. 1.

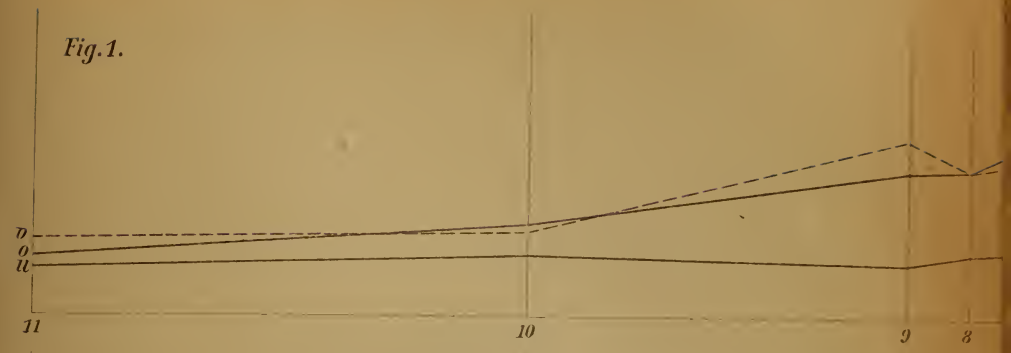
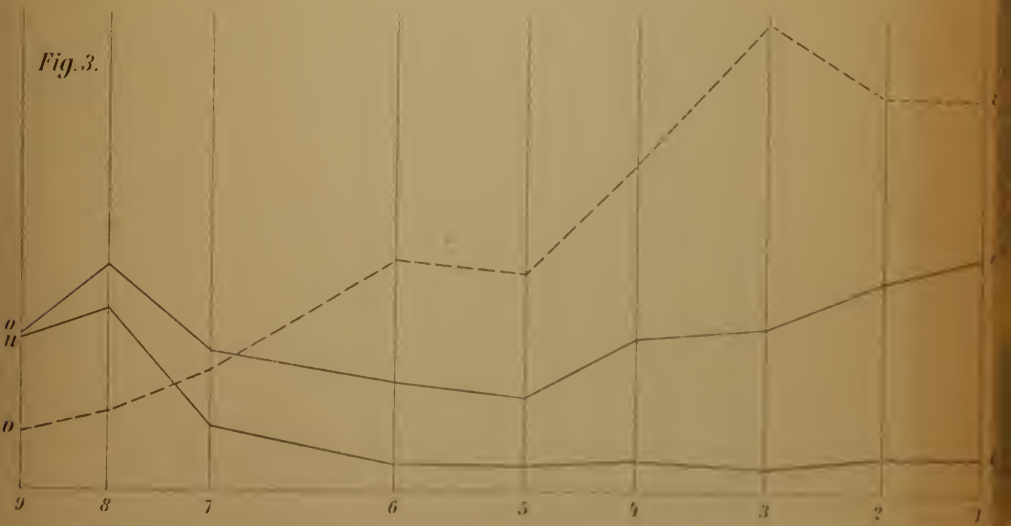


Fig. 2.

Fig. 3.



Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Fig. 1.

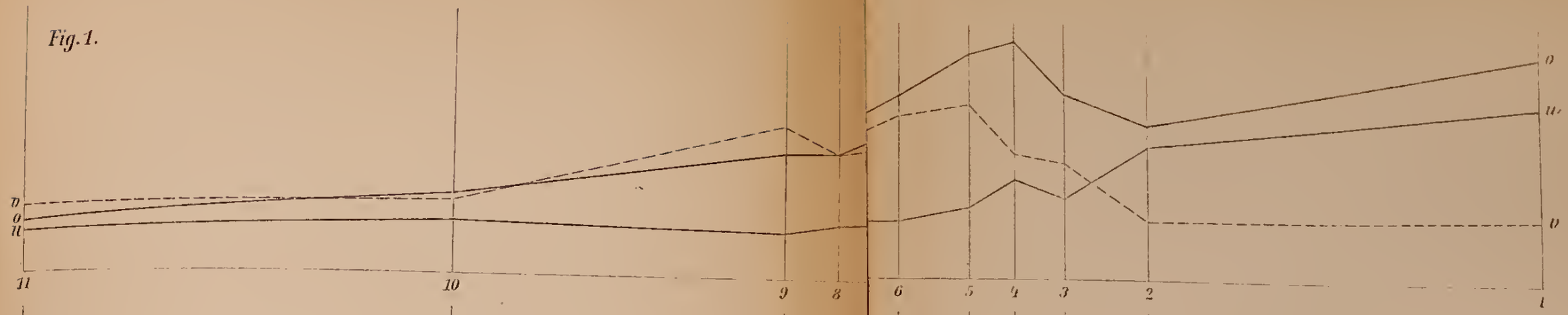


Fig. 2.

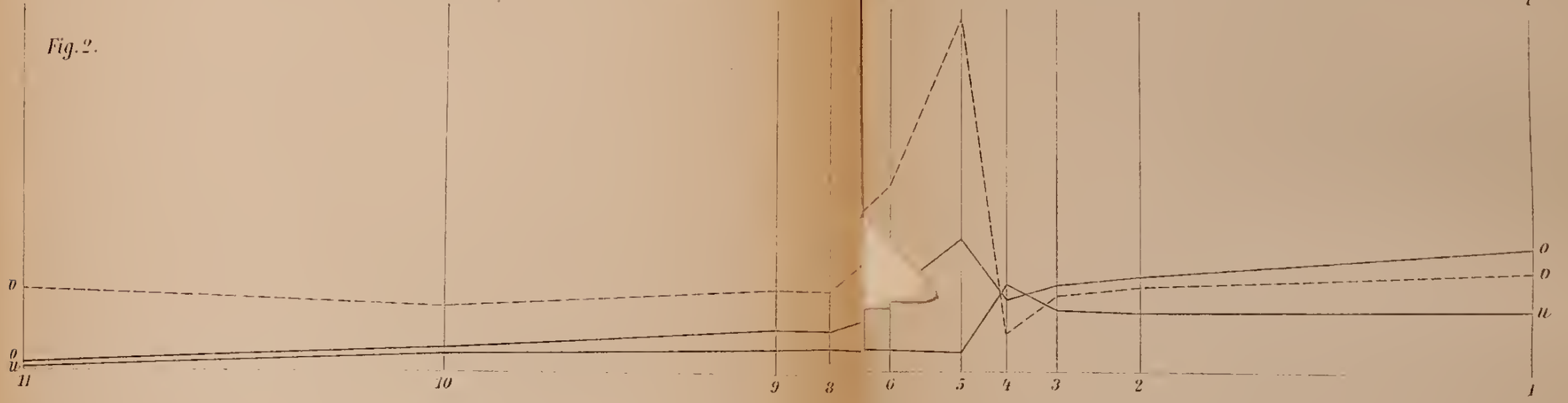


Fig. 3.

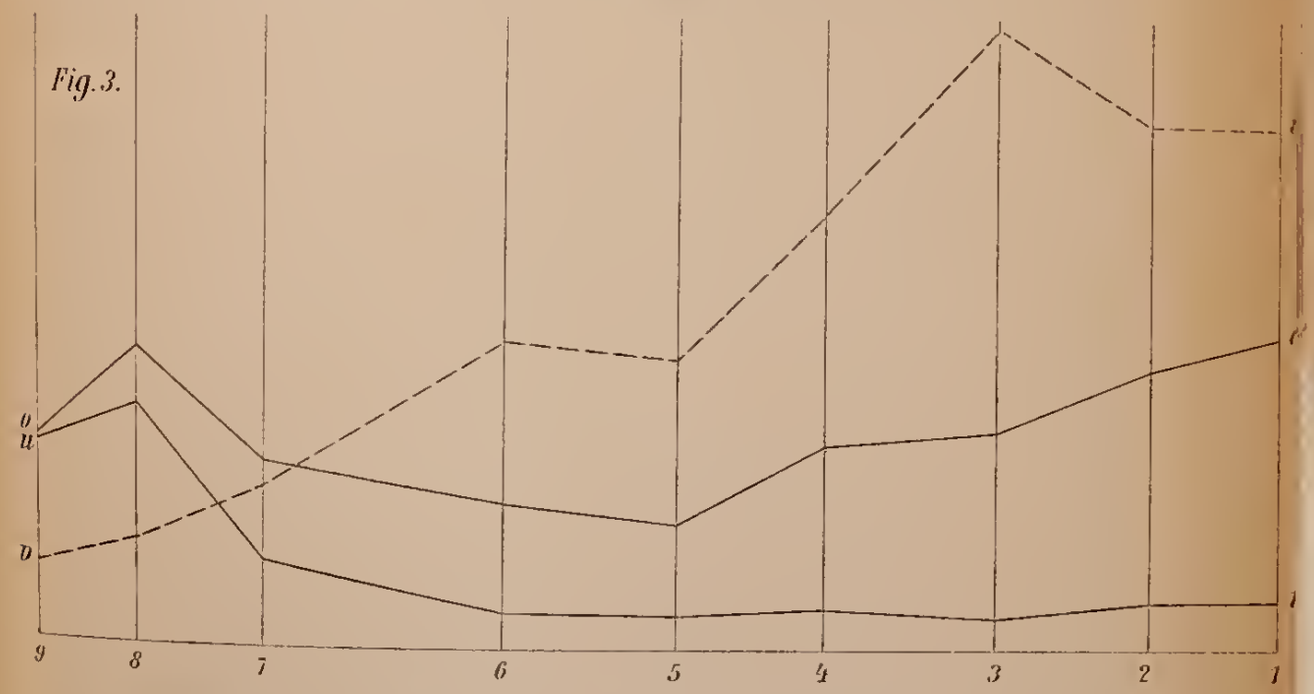
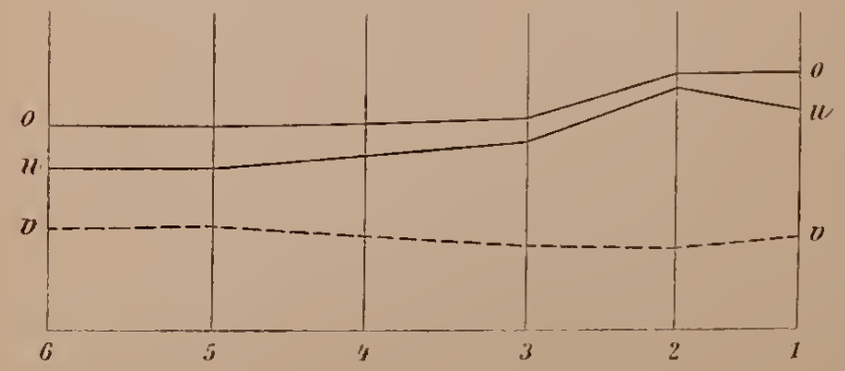



Fig. 4.